L-V系におけるPermanenceとHarvest Paradoxとの関連 (第8回生物数学の理論とその応用)

中島, 久男

数理解析研究所講究録
第 1796 巻 2012 年 136-140

L-V 系における Permanence と Harvest Paradox との関連

Relationships between Permanence and Harvest Paradoxes in Lotka-Volterra Systems

中島久男

立命館大学理工学部

HisaoNakajima Hisao

Department of Physics, Ritsumeikan University, Kusatsu 525-8577, Japan

nakajima@se.ritsumei.ac.jp

"Permanence" is very important on the stable co-existence of species in ecological communities, because this concept contains not only stability of steady states but also dynamic co-existence for species. We obtained relationships between Permanence and Harvest Paradoxes in Lotka-Volterra type population dynamic models.

1 はじめに

生物群集がどのような構造の相互作用ネットワークのもとで、安定に全ての生物種が共存出来るかどうかということは、以前からの大きな問題として残されている。共存安定性の基準として、まず共存定常状態の大域的な安定性や局所的な安定性が考えられ議論された[1],[2]。しかしながら、共存定常状態が不安定であったとしても、系の状態がその周りで周期的な変動をしたり、全ての生物種の個体群密度が正の領域内に存在する安定なストレンジ・アトラクターに漸近的に収束するカオス的な振る舞いをする場合でも、共存状態が安定的に保たれると考えることが出来る。このような状況も含めた広い意味での安定共存性の概念として、"Permanence"が提案されている[3]。

生物群集の相互作用の基本となるのは、競争、捕食・被食、協調等の 2 種生物間の相互作用である。これらの相互作用ネットワークにより生物個体群の時間的変動が定まり、生物種の共存可能性が決まる。原理的には、この 2 種間相互作用の集合から、系全体の振る舞いが決まるのではあるが、系の振る舞いを理解する上で、この相互作用ネットワークを伝搬する 2 種間の間接相互作用を考慮する方が有効な場合もあり、間接相互作用の評価法が開発されている[4],[5],[6],[7]。

本研究では、Lotka-Volterra 型の個体群動態モデルにおいて、"Permanence"と間接相互作用との関連を調べ、"Permanence"となるための必要条件が、間接相互作用を用いて表現することが出来た。

2 Lotka-Volterra モデルと諸定義

2-1 Lotka-Volterra 型群集動態モデル

ここでは、次のような Lotka-Volterra 型の群集動態モデルの議論を行う:

$$d\mathbf{x}/dt = X(B\bar{\mathbf{x}} - B\mathbf{x}) \tag{1}$$

ただし、$\mathbf{x}$ は n 次元ベクトル、X は対角行列で $X = \mathrm{diag}(x_1,\ x_2,\ \ldots,\ x_n)$ 、B は係数で n 次の正方行列、$\bar{\mathbf{x}}$ はこの系の正の定常状態ベクトルである(ここでの議論は、いつも共存低位上状態が存在することを前提として行う)。また、$\boldsymbol{\varepsilon} = B\bar{\mathbf{x}}$ は内的自然増加率を表すベクトルである。

2-2　Permanence の定義

系(1)が Permanent であるということは、任意の正の初期状態に対して、初期状態に依存する時間 T と初期状態に依存しない正のδ, Dが存在して、$t > T$ に対して、

$$\delta < \mathop{\mathrm{Min}}_{i}\{x_i(t)\}, \mathop{\mathrm{Max}}_{i}\{x_i(t)\} < D \tag{2}$$

が成り立つことである。このことは、状態は有界であり、ある程度の時間以降はどの種も個体群密度が 0 から一定以上の距離離れていることを意味している。

2-3　L-V Permanent 行列の定義

ある正方行列 B において、任意の正の共存定常状態$\bar{\mathbf{x}}$に対して系(1)が Permanent であるとき、行列 B は L-V Permanent であるという。

2-4　間接作用行列の定義

行列

$$C = B^{-1} \tag{3}$$

を間接作用行列と呼ぶ。内的自然増加率を$d\boldsymbol{\varepsilon}$だけ変化させその値を維持し続けたとき、系(1)の定常状態が$\bar{\mathbf{x}} + d\mathbf{x}$へと変化したとすると、式(1)と(3)から、

$$d\mathbf{x} = Cd\boldsymbol{\varepsilon} \tag{4}$$

が成り立つ。たとえば、種 1 を捕獲し続け種 1 の内的自然増加率が $d\varepsilon(<0)$だけ変化したとすると、式(4)より、それぞれの種の定常個体群密度の増加は、

$$dx_i = c_{i1}d\varepsilon,\ i = 1,\ldots,n \tag{5}$$

となる。これは、種 1 の捕獲の影響が相互作用ネットワークを通して他の種の定常状態にもどの程度影響を与えていることを示している。

2-5　第 1 種の Harvest Paradox の定義

「何種類かの生物の内的自然増加率を同時に減少させたとき、それらの種全ての定常状態の値が増加する。」ということを第 1 種の Harvest Paradox という。

たとえば、種 1 の内的自然増加率を減少させたとする。種 1 以外の生物種の定常値は減少するものや増加するものがあっても構わないのだが、種 1 の定常値が増加したとき、第 1 種の Harvest Paradox が起こることになる。また、種 1 の内的自然増加率だけを減少させたとき、種 2 の定常値が増加し、種 2 の内的自然増加率だけを減少させたとき、種 1 の定常値が増加しても構わない。しかしながら、種 1 と種 2 の内的自然増加率の両方を減少させたとき、種 1 と種 2 の定常値の両方が同時に増加すれば、第 1 種の Harvest Paradox が起こることになる。

2-6　第 2 種の Harvest Paradox の定義

式(1)で表される同一の系を m 個考える。それぞれの系の内的自然増加率を $d\boldsymbol{\varepsilon}_k,\ k = 1,\ldots,m$ だけ変化させたとき、

$$\sum_{k=1}^{m} d\boldsymbol{\varepsilon}_k < 0 \tag{6}$$

を満たしかつ、定常状態変化ベクトル $d\mathbf{x}_k = Cd\boldsymbol{\varepsilon}_k$ のうち $(d\boldsymbol{\varepsilon}_k)_j \neq 0$ を満たす成分が全て正であることが、すべての k について成り立つとき、系(1)で第 2 種の Harvest Paradox が起きたという。

3 L-V Permanence と Harvest Paradox に関する定理

我々は次の 2 つの定理を得た。

定理 1: 系(1)の相互作用行列 B が L-V Permanent であれば、系(1)において第 1 種の Harvest Paradox は起こらない。

定理 1 は、相互作用行列が L-V Permanent であるための必要条件を述べている。すなわち、第 1 種の Harvest Paradox を起こす系では、内的自然増か利率を変化させることによって系が Permanent とならない場合が生じることを意味している。

定理 2: 系(1)において第 2 種の Harvest Paradox は起こらなければ、相互作用行列 B は L-V Permanent である。

定理 2 は、相互作用行列が L-V Permanent であるための十分条件を述べている。したがって定理 1 と 2 より、第 2 種の Harvest Paradox が起こらなければ第 1 種の Harvest Paradox が起こらないことがわかる。このことの対偶を取れば、第 1 種の Harvest Paradox が起こる系では、必ず第 2 種の Harvest Paradox が起こることが導かれる。

4 定理の証明の概要

この節では、種番号の集合を $S_m = \{1,\ldots,m\}, m = 1,\ldots,n$ として議論しているが、一般の集合においても成り立つことは簡単に示すことができる。また、n 次元ベクトル $\mathbf{x}$ と n 次の正方行列 A に対して、

$$\mathbf{x}_1 = (x_1,\ldots,x_m)^{\mathrm{T}}, \mathbf{x}_2 = (x_{m+1},\ldots,x_n)^{\mathrm{T}}, A_{11} = \begin{pmatrix} a_{11} & \cdots & a_{1m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & \cdots & a_{mm} \end{pmatrix},$$
$$A_{12} = \begin{pmatrix} a_{1,m+1} & \cdots & a_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m,m+1} & \cdots & a_{mn} \end{pmatrix}, A_{21} = \begin{pmatrix} a_{m+1,1} & \cdots & a_{m+1,m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \cdots & a_{nm} \end{pmatrix}, A_{21} = \begin{pmatrix} a_{m+1,m+1} & \cdots & a_{m+1,n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n,m+1} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix} \tag{7}$$

とする。

補助定理 1 集合 S_m に属する生物種の個体群密度がすべて 0 となる境界定常状態は、適当な共存定常状態 $\bar{\mathbf{x}}$ の下で必ず存在する。

(証明)この境界定常状態は

$$\begin{pmatrix} 0 \\ \bar{\mathbf{x}}_2 + B_{22}^{-1} B_{21} \bar{\mathbf{x}}_1 \end{pmatrix} \tag{8}$$

と表すことができる。ことから、$\bar{\mathbf{x}}_2$ の各要素がある程度大きな値であれば、このベクトルの要素はすべて非負とすることができる。

補助定理2 集合S_mに属する生物種の個体群密度がすべて0となる境界定常状態において、

$$\begin{pmatrix} \{1/x_1\}\{dx_1/dt\} \\ \vdots \\ \{1/x_m\}\{dx_m/dt\} \end{pmatrix} = C_{11}^{-1}\bar{\mathbf{x}}_1 \tag{9}$$

となる。

(証明) 集合S_mに属する生物種の個体群密度がすべて0となる境界定常状態において、式(8)より

$$\begin{pmatrix} \{1/x_1\}\{dx_1/dt\} \\ \vdots \\ \{1/x_m\}\{dx_m/dt\} \end{pmatrix} = B_{11}\bar{\mathbf{x}}_1 + B_{12}\bar{\mathbf{x}}_2 - B_{12}(\bar{\mathbf{x}}_2 + B_{22}^{-1}B_{21}\bar{\mathbf{x}}_1) = (B_{11} - B_{12}B_{22}^{-1}B_{21})\bar{\mathbf{x}}_1 = C_{11}^{-1}\bar{\mathbf{x}}_1$$

が導かれる。

定理の証明 集合S_mに属する生物種を一定の割合で捕獲し続けた時にHarvest Paradoxが起こったとする。このとき、

$$\begin{pmatrix} dx_1 \\ \vdots \\ dx_m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} & \cdots & c_{1m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{m1} & \cdots & c_{mm} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} d\varepsilon_1 \\ \vdots \\ d\varepsilon_m \end{pmatrix} > 0, d\varepsilon_i < 0 \; i = 1,\ldots,m \tag{10}$$

が成り立つ。補助定理2と式(10)から、ある正の$\bar{\mathbf{x}}_1$に対して、集合S_mに属する生物種の個体群密度がすべて0となる境界定常状態近傍において、

$$\begin{pmatrix} \{1/x_1\}\{dx_1/dt\} \\ \vdots \\ \{1/x_m\}\{dx_m/dt\} \end{pmatrix} < 0$$

が成り立つ。このことは、この境界定常状態の近傍からこの定常状態へと向かう解が存在し、系(1)はPermanentとはならないことになる。すなわち、「系(1)でHarvest Paradoxが起きるときは、共存定常状態がある値の場合にPermanentとはならない。」ことがわかる。この命題の対偶が定理の内容である。

5 議論

ここで出てきたHarvest Paradoxという現象が、もし現実の生物群集で起こるとすれば、通常の系とは違った何らかの奇異さを感じるものである。現実にはこのようなことがほとんど起こらないと思われるが、これは何らかの不安定性と関連があると思われる。本論文ではL-V Permanenceという、ある種の安定性が破れることを示している。また、自然の生物群集では、どのようなことでも起こるものではなく、何らかの禁止則があるのであるが、Harvest Paradoxというものがその1つであるかどうかは、今後の議論に委ねなければならない。

参考文献

[1] R. M. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems* (Princeton U. P., Princeton, 1973).

[2] B. S. Goh, *Management and Analysis of Biological Populations* (Elsevier, Oxford-Amsterdam-New

York, 1980).

[3] J. Hofbauer and K. Sigmud, *The Theory of Evolution and Dynamical Systems* (Cambridge U. Press, New York, 1988).

[4] P. Yodzis, The interminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments, *Ecology* **69**:508-511 (1988).

[5] H. Nakajima, Sensitivity and stability of flow networks, *Ecol. Modell.* **62**:123-133 (1992).

[6] M. Higashi and H. Nakajima, Indirect effects in ecological interaction networks. I. The chain rule approach, Math. Biosci. **130**:99-128 (1995).

[7] H. Nakajima and M. Higashi, Indirect effects in ecological interaction networks. II. The conjugate variable approach, Math. Biosci. **130**:129-150 (1995).